BIBLIOGRAPHIE

BAUD, F. A. et A. HAENNI. 1952. *Apparition de l'ultrastructure spécifique dans le myocarde embryonnaire en relation avec les premières contractions.* C. R. séanc. Soc. de Biol. 164- 1533-0000.

CHAYEN, I. 1966. World Medicine 1: 20.

FISCHBACH, G. D. 1970. *Synoptic potentials recorded in cell cultures of nerve and muscle.* Sci. 169: 1331-1333.

GURVICH, A. A. et I. V. EREMEEV. 1970. *The dependance of molecular organization of cardiac muscle sarcoplasma upon the tone of the vagus nerve.* Biull. Eksp. Biol. Meds. (11) 70: 65.

HARARI, I. et B. FARLEY. 1963. *In vitro studies on single beating Rat Hearts Cell.* Exp. Cell. Res. 29: 451-474.

MOSER, H. 1967. *The mode of timing of DNA replication and of mitosis in cultured animal cells.* Experientia 23: 913-921.

— , I. HADJI-AZIMI et S. SLATKINE. 1968. *Culture of Cells and tissues derived from the South African Frog Xenopus laevis.* Rev. suisse Zool. 75: 620-630.

PAUL, J. 1965. *Cell and tissue culture.* Livingstone Ltd., 365 p.

PERRET, M., H. J. HUGGEL et W. GEIGER. 1966. *Développement du cœur embryonnaire de la Truite : formation de fibres striées.* Rev. suisse Zool. 39: 568-570.

SHIMADA, J. 1971. *Electron microscope observations on the fusion of chick myoblasts in vivo.* J. Cell. Biol. 48: 128-142.

N° 32. **Roger Alfred Stamm** und **Urs Blum.** — Partnerwahl beim Wellensittich: Der Faktor Körperfarbe *(Melopsittacus undulatus* (Shaw); Aves, Psittacidae).

(Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Basel

Wildlebende Wellensittiche besitzen ein hellgrünes Gefieder mit schwarzem Wellenmuster. Gelegentlich treten Farbvarianten auf (af ENEHJELM 1957). Die abweichend gefärbten Tiere bleiben aber selten; es entsteht kein Färbungspolymorphismus.

Dafür können vor allem zwei Ursachen verantwortlich sein. Einmal die Selektion durch Raubfeinde — wenn die Varianten geringeren Schutz gewähren. Dann aber auch die Partnerwahl nach der Färbung durch die Wellensittiche selber. Der erste Einfluss ist wahrscheinlich, da die hellgrünen Vögel zum mindesten dem menschlichen Beobachter vorzüglich getarnt erscheinen (Einzelheiten bei IMMELMANN, 1966, S.35). Streng nachgewiesen ist er noch nicht. Ob die Sozialpartner nach der Färbung gewählt werden, wollen wir selber prüfen.

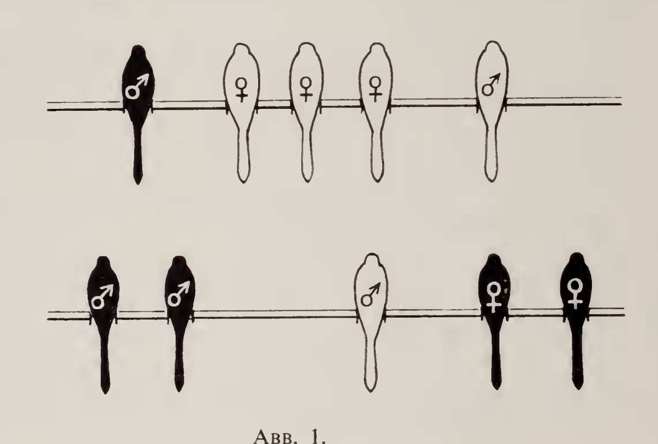


ABB. 1.

Sitzordnung ruhender Wellensittiche.
In der Voliere befanden sich 5 blaue (dunkel gezeichnete) und 5 grüne Wellensittiche (hell dargestellt). Nistmöglichkeiten bestanden nicht, darum waren die Paarbindungen schwach, die Vögel suchten zum Ruhen die Nachbarschaft gleichgefärbter und gleichgeschlechtiger (!) Partner. Dargestellt ist ein Einzelbeispiel (2.10.65, 1805 Uhr).

Solches ist von verschiedenen Vögeln bekannt (DÜCKER, 1970, IMMELMANN, 1969 a, 1969 b, 1970).

Zuerst war uns aufgefallen, dass in einer Voliere gleichfarbige Wellensittiche bevorzugt nebeneinander sitzen (Abb. 1). Auch das Soziogramm, welches die Gliederung eines Schwarmes auf Grund der Intensität und Häufigkeit der sozialen Kontakte darstellt (Abb. 2), lässt diese Tendenz erkennen.

Die so gewonnene Hypothese soll nun experimentell geprüft werden. Gleichzeitig interessiert uns die Frage, wie die Präferenzen entstehen. Sind sie genotypisch determiniert, oder werden sie individuell gelernt? Wir berichten im folgenden über einen ersten Satz von Versuchen.

Wir beschränken uns vorerst auf den Einfluss der Körpergrundfarbe. Obwohl unser Material leider in Bezug auf Farbintensität und Prägnanz der Wellenzeichnung nicht ganz einheitlich war, genügt es für diesen Bericht, wenn wir zwei Klassen der Körpergrundfarbe unterscheiden: G r ü n und B l a u. Für die erste Versuchsreihe, über die wir hier im wesentlichen berichten, benützten wir Wellen-

sittiche im Alter von 4 bis 9 Monaten, die bis zum Versuchsbeginn nur Artgenossen ihrer eigenen Körpergrundfarbe gesehen hatten, und zwar nur ihre Eltern und Geschwister.

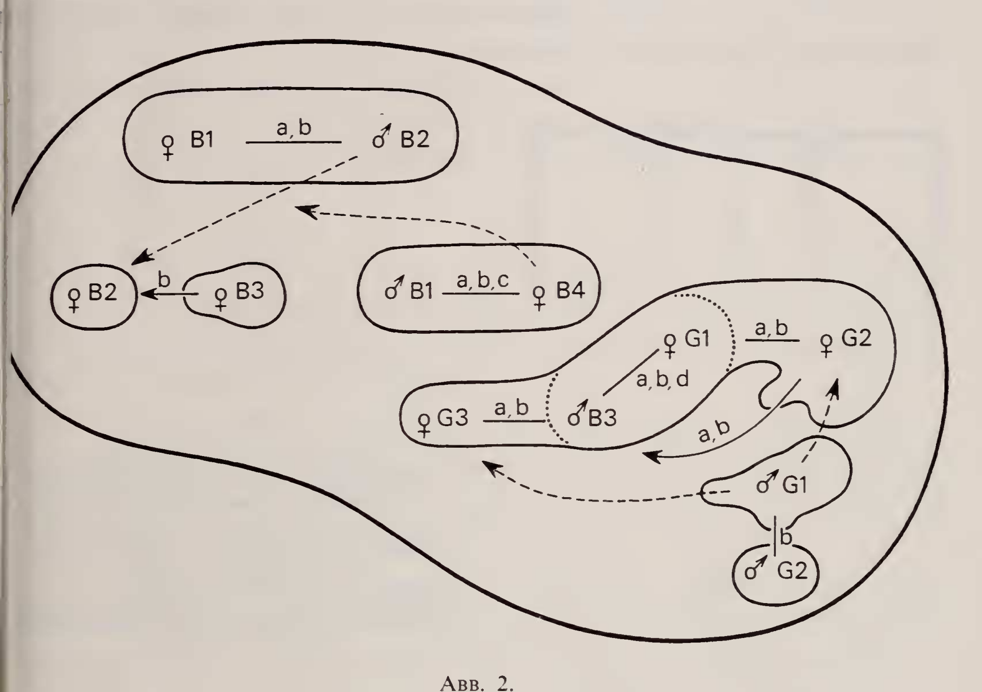


Abb. 2.

Übersichts-Soziogramm einer Gruppe von 5 blauen (B) und 5 grünen (G) Wellensittichen (12.11. — 10.12.65).
Signaturen: äussere Begrenzung = Gesamtgruppe; innere Felder = Untergruppen; Pfeile ohne weitere Angabe = Annäherung durch Anblicken und In die Nähe sitzen; a = Ansingen (von ♂♂ gegenüber ♀♀); b = Schnabelberührung; c = Partnerkraulen; d = Begattung. Details zur Darstellungsweise s. Stamm 1965. Quantitative Einzelheiten sind weggelassen.
Auch hier zeigt sich, dass Kontakte vorwiegend zwischen gleichfarbigen Individuen auftreten. Da keine Nistmöglichkeiten bestanden, treten die Paarbeziehungen nicht deutlich hervor.

Die Versuchsanordnung

Das Versuchstier wurde in den mittleren Abschnitt eines dreiteiligen Käfigs gesetzt (Abb. 3). Links und rechts von ihm, durch ein Gitter getrennt, befand sich je ein Wellensittich des anderen Geschlechtes, auf der einen Seite ein grüner, auf der anderen ein blauer.

Der mittlere Käfigteil war vorn durch eine Trennwand geteilt, so dass das Versuchstier sich entweder hinten aufhalten und dann beide Aussenvögel sehen konnte; oder das Versuchstier kam nach vorn auf die eine Seite. Die Trennwand war undurchsichtig, damit sich die Aussenvögel weniger beeinflussen konnten. Dem Versuchstier war allerdings die Sicht auf den entfernteren Artgenossen

genommen, sobald es auf einer Seite vorn im Käfig sass. Um eine Ortsbevorzugung zu erschweren, wurde der Käfig völlig symmetrisch gebaut und von oben gleichmässig beleuchtet. Auch der Raum, in dem der Käfig stand, wurde so weit als möglich symmetrisch gestaltet. Zudem wurden die Aussenvögel in wechselnden Zeitabständen gegeneinander ausgetauscht.

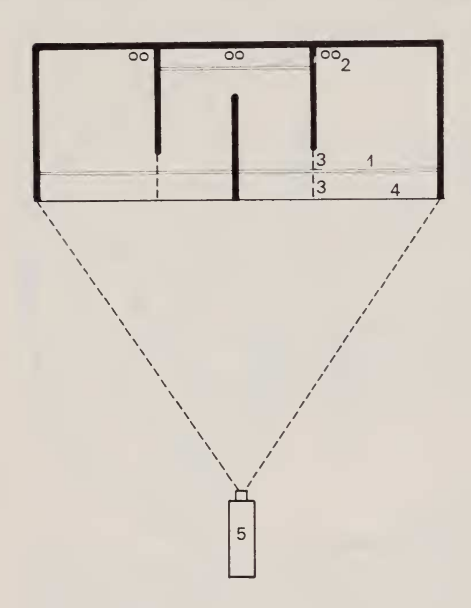


ABB. 3.

Grundriss der Versuchsanlage.
Signaturen: 1 = vordere Sitzstange; 2 = Futter und Wasser; 3 = Gitter; 4 = Glasscheibe; 5 = Filmkamera.
Masse des Gesamtkäfigs: Breite 120 cm, Tiefe und Höhe je 40 cm.
Weggelassen sind die Beleuchtung und die Schaltuhr, die Licht und Kamera gleichzeitig ein- und ausschaltet.

Verhalten des Versuchstiers und Protokolltechnik

Das Versuchstier konnte sich an folgenden Orten aufhalten: auf einer der vorderen oder auf der hintern Sitzstange, auf dem Boden, am Trenngitter zu den Nachbarabteilen. Es konnte sich nichtsozial verhalten oder verschiedene Formen des sozialen Kontaktes (In-die-Nähe-sitzen, Anschauen des Partners, Ansingen, Schnabelberührung, u. U. Partnerkraulen und Partnerfüttern) zeigen.

Immelmann hatte zur Prüfung der entsprechenden Fragestellung bei Estrildiden jedes Versuchstier in 12 Versuchen (mit wechselnden Partnern) von je 30 Minuten Dauer getestet (IMMELMANN, 1969 b). Als Kriterium diente das Balzverhalten. Das ging gut, weil die Tiere sofort zu balzen beginnen. Auch verwendete IMMELMANN vorerst nur Männchen als Versuchstiere. Wir hatten beim Wellensittich mit folgenden Faktoren zu rechnen: 1. Die Tiere beginnen nicht sofort zu balzen. 2. Es sollen auch nichtsexuelle Kontakte berücksichtigt werden. 3. Die Präferenzen sind nicht sofort eindeutig. 4. Es sollen auch Weibchen getestet werden. Wir waren auf jeden Fall auf Langzeitbeobachtungen angewiesen. Darum musste die Aufzeichnung automatisiert werden.

Wir verwendeten dazu eine Super 8-Filmkamera mit Elektromotor, die am Morgen beim Einschalten des Lichtes automatisch in Betrieb gesetzt und am Abend ebenso ausgeschaltet wurde. Für die bisherigen Auswertungen genügte es, als Testkriterium den Aufenthalt im vorderen Käfigteil zu benützen. Das erlaubte, mit einer Frequenz von 1 Bild/min. auszukommen. Das genannte Testkriterium genügte vor allem, weil auch nichtsoziale Verhaltensweisen, z. B. Sichputzen und Ruhen, bevorzugt in der Nähe eines Sozialpartners durchgeführt wurden. Zum Fressen musste sich das Tier in den hinteren Käfigteil begeben und wurde dann nicht mehr gezählt.

Ergebnisse (vgl. Tabelle)

A. *Erste Hauptversuchsserie:* 18 Tests mit 18 verschiedenen Versuchstieren; als Aussenvögel wurden im ganzen 25 verschiedene Individuen verwendet, keines war dem Versuchstier früher begegnet.

1. Wellensittiche, die bisher nur Tiere ihrer eigenen Körpergrundfarbe (genaue Spezifikation s.oben) gesehen haben, bevorzugen die Nähe eines gleichgefärbten Sozialpartners. Wilcoxon-Rangtest bei H_0 50:50 (d.h. Versuchstier gleich häufig auf beiden Käfigseiten), einseitig, nach einer Session $p < 0{,}005$.

2. Weibchen reagieren eindeutiger als Männchen, halten sich im Durchschnitt länger beim gleichfarbigen Partner auf als die Männchen. Mann-Whitney-U-Test, einseitig, $p < 2{,}5\%$, jeweils über die ganze Versuchsdauer gezählt.

3. Grüne Individuen zeigen eine deutliche Tendenz, eindeutiger zu reagieren als die blauen. Mann-Whitney-U-Test über ganze Versuchsdauer, einseitig, p etwas grösser als 5%.

B. *Einzelversuche mit Individuen, die andersgefärbte Eltern oder Geschwister besassen.* Infolge der Heterozygotie des Zuchtmaterials traten die folgenden drei Individuen auf, deren Verhalten in den Tests uns Anregungen zu weiteren Versuchsserien geben können.

1. Das blaue Weibchen Nr. 9/2 hatte bis zum Versuchsbeginn am 132. Lebenstag nur seine grünen Eltern und Geschwister gesehen, die Eltern nur bis zum 76. Tag. In zwei je fünftägigen Wahlversuchen sass es insgesamt 89%, bzw. 88% der Wahlzeit beim grünen Aussenvogel. Für den zweiten Test waren neue Partner eingesetzt worden. An allen Tagen lagen die Werte eindeutig auf der gleichen Seite.

2. Das blaue Männchen Nr. 11/5 war bis zum 17. Lebenstag bei grünen Eltern, nachher bis zum Versuchsbeginn (234. Tag) bei blauen Stiefeltern und -geschwistern (Stiefeltern nur bis zum 33. Tag, Tag des Ausfliegens) gewesen. Es

wählte in zwei Versuchen mit je verschiedenen Aussenpartnern total 75%. bzw. 66% der Zeit den blauen Partner. Nur an je einem der in beiden Versuchen jeweils fünf Versuchssessionen wurde der andere Vogel bevorzugt.

Versuchstier	*Summe de Sessionen*						
blaue Männchen	A	A-B	A-C	A-D	A-E	A-F	A-G
Nr. 13/1	44*	66	65	52*			
Nr. 15/1	55	60	55*				
Nr. 21/2	52	50*	55	50*	51	53	58
Nr. 19/1	85	73	59*	56*	62		
Nr. 14/3	100	67	70	69			
grüne Männchen							
Nr. 7/1	37*	51	55				
Nr. 6/1	49*	71	64	64			
Nr. 3/5	85	84	69*	65	68		
blaue Weibchen							
Nr. 12/1	52	48*	54	62	59*	56*	
Nr. 15/2	52	48*	51	53	61		
Nr. 12/4	70	71	69	67			
Nr. 12/3	82	83	83	85	79*		
Nr. 12/5	46*	78	77	80			
grüne Weibchen							
Nr. 4/3	63	50*	64*	65	66		
Nr. 1/5	73	64	66	68			
Nr. 5/3	86	85	88	87	86		
Nr. 6/2	97	90	89				
Nr. 3/2	99	93	93				
Einzelversuche:							
♀B Nr. 9/2, 1. Vers.	28*	20*	16*	13*	11*		
Nr. 9/2, 2. Vers.	20*	18*	18*	15*	12*		
♂B Nr. 11/5, 1. Vers.	76	43*	36*	26*	25*		
Nr. 11/5, 2. Vers.	19*	48	36*	34*	34*		
♀G Nr. 9/1, 1. Vers.	73	66	76	78	76		
Nr. 9/1, 2. Vers.	96	98	95	96	97		

Summierte prozentuale Häufigkeit der Wahl des gleichfarbigen Partners (100% = Summe der Aufenthaltsdauer des Versuchstier in der linken, bzw. rechten Vorderpartie seines Käfigabteils). A, B, C... = einzelne Beobachtungssessionen. Die Sessionen sind verschieden lang und jeweils durch eine Nacht getrennt.

Die Ortsbevorzugungen konnten nicht eliminiert werden. Sie liegen für die Hälfte der Tiere links, für die andere Hälfte rechts, und betragen im Durchschnitt 2% ± 10%.

Die Tabelle soll nur einen Eindruck vom Verlauf der Versuche geben. Man beachte besonders die Verteilung der Tage, an denen der andersgefärbte Partner bevorzugt wurde (durch * ausgezeichnet).

3. Das grüne Weibchen Nr. 9/1 lebte bis zu seinem 79. Tag mit blauen Geschwistern bei grünen Eltern, darauf bis zum Versuchsbeginn (203. Tag) allein mit den Geschwistern. Es wählte in zwei Tests mit jeweils fünf Beobachtungstagen an allen Tagen den grünen Partner; total 76% bzw. 97% der Zeit, die es sich im vorderen Käfigteil aufhielt.

Interpretation der Versuchsdaten

Unter den geprüften Bedingungen zeigen Wellensittiche eine klare Bevorzugung von Partnern bestimmter Körpergrundfärbung. Allerdings handelt es sich nicht um Alles- oder Nichts-Wahlen. Die Vögel sitzen auch zum weniger beliebten Partner; sie zeigen übrigens zu ihm auch intensivere Kontaktformen. Selbst nach mehreren Sessionen der Wahl des einen Partners kann plötzlich während eines Tages der andere eindeutig bevorzugt werden.

Falls es sich weiter bestätigt, dass die Weibchen eindeutiger wählen als die Männchen, muss nach einer funktionellen Deutung gesucht werden. Die populationsgenetischen Konsequenzen dieser Situation werden von Kalmus und Smith (1966) besprochen.

Die drei Einzelfälle mit abweichender Vorgeschichte sind so eindeutig, dass sie zur Aufstellung einiger Hypothesen dienen können:

1. Für die Determination der Färbungsbevorzugung scheint Lernen bedeutsam.
2. Der Lernprozess scheint wesentliche Kennzeichen der Prägung zu besitzen.
3. Als sensible Periode scheinen die ersten Tage nach dem Augenöffnen (10. Lebenstag) besonders bedeutsam. Darum war unser blaues Männchen Nr. 11/5 bereits auf die grüne Farbe geprägt, obwohl es am 17. Tag von seinen grünen Eltern getrennt worden war.
4. Da vor dem 15. Lebenstag die Gefiederfärbung der jungen Wellensittiche noch nicht erkennbar ist, scheint die Prägung vor allem auf die Gefiederfärbung der Eltern zu erfolgen.

Wenn die grünen Wellensittiche wirklich eindeutiger wählen als die blauen, dann könnte dies darauf beruhen, dass für die Determination der Präferenz neben dem Lernen (bzw. der Prägung) eine angeborene Tendenz besteht, den Wildtyp zu wählen. Eine solche Kombination genetischer und pägmatypischer (= durch Prägung; Begriff von Kalmus und Smith eingeführt) Verursachung ist bereits für andere Beispiele nachgewiesen worden (z. B. Schutz, 1965, für die Kenntnis des Artgenossen als Geschlechtspartners bei Enten).

Im Laufe der geplanten Weiterführung der Versuche möchten wir die Versuchstechnik verbessern, andere Testsituationen (Stopfpräparate als Wahlobjekte; Möglichkeit des Zueinanderkommens der Partner) benützen, weitere Faktoren testen, die die Partnerwahl beeinflussen (andere Färbungsmerkmale, Intensität

des Kontaktverhaltens der Wahlpartner, soziale Stellung der beteiligten Tiere in einem Verband usw.), und schliesslich die Kausalfaktoren für die Entstehung der Färbungspräferenzen präziser zu erfassen suchen.

Zusammenfassung

Kann die Färbungsisomorphie wildlebender Wellensittiche auch davon herkommen, dass abweichend gefärbte Individuen in der sozialen (bzw. sexuellen) Selektion benachteiligt sind? — In unseren Versuchen konnten grün-bzw. blaugefärbte Wellensittiche, die bisher nur Artgenossen der eigenen Körperfärbung gesehen hatten, zwischen einem grünen und einem blauen Partner wählen. Alle bevorzugten eindeutig Partner der ihnen bekannten Färbung. Die oben gestellte Frage kann also bejaht werden.

Wir fanden auch, dass grüne Individuen der Tendenz nach eindeutiger wählen als blaue, Weibchen signifikant eindeutiger als Männchen. — Einige Wellensittiche, die von anders gefärbten Eltern grossgezogen worden waren, wählten Partner, die wie die Eltern gefärbt waren. Auch ein blaues Männchen, das bereits mit 17 Tagen von den grünen Eltern getrennt worden war und dann nur noch Geschwister und Stiefeltern seiner eigenen Farbe sehen konnte.

Über die Determination der Färbungspräferenz können erste Arbeitshypothesen vorgeschlagen werden. Ihre Prüfung soll folgen.

Résumé

La préférence à choisir comme partenaires des individus de leur propre couleur peut-elle être une des causes de l'isomorphie des perruches ondulées *(Melopsittacus undulatus)* vivant en liberté ? — Lors d'expériences, des perruches vertes, respectivement bleues, n'ayant connu jusqu'alors que des congénères de leur propre couleur, ont eu la possibilité de choisir un partenaire vert ou bleu. Toutes les perruches ont préféré des partenaires de la couleur qui leur était familière. Nous pouvons donc répondre affirmativement à la question posée ci-dessus.

Nous avons constaté également que les individus verts ont tendance à choisir de manière plus prononcée que les bleus. Et il est significatif que les femelles choisissent de manière plus prononcée que les mâles. — Des perruches élevées par des parents de couleur différente de la leur ont choisi par la suite des partenaires ayant la même couleur que leurs parents: Par exemple un mâle bleu qui a été séparé de ses parents verts à son 17e jour de vie et qui après cela n'a plus vu que des congénères bleus.

Des hypothèses sur les causes ayant déterminé la préférence d'une couleur sont proposées. Leur analyse va suivre.

Summary

Could the preference to choose as social partners individuals of their own coloration be one of the causes of the isomorphism of budgerigars (*Melopsittacus undulatus)* in free-living populations? — Green budgerigars and blue ones, which had only seen conspecifics of their own colour before, could choose between a green and a blue partner. They all preferred to sit near the bird with the coloration familiar to them. Therefore our question can be answered by the affirmative.

Green individuals choose somewhat more clearly than blue ones, females significantly more clearly than males. — Some budgerigars with parents of another coloration preferred partners of the coloration of their parents, even one blue male, which had been separated from them at his 17th day of life, and had from then on only seen blue birds.

Hypotheses about the causes that have fixed the colour preference are proposed. We shall test them in due course.

LITERATUR

Dücker, Gerti. 1970. *Untersuchungen über die hormonale Beeinflussbarkeit der Farbbevorzugung von Feuerwebern.* J. Orn. 111: 19—29.

Enehjelm, C. af. 1957. *Das Buch vom Wellensittich.* Pfungstadt.

Immelmann, K. 1966. *Die australischen Plattschweifsittiche.* Wittenberg-Lutherstadt. 128 S.

— 1969 *a. Ökologische und stammesgeschichtliche Betrachtungen zum Prägungsphänomen.* Zool. Anz. 183: 1—12.

— 1969 *b. Über den Einfluss frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden.* Z. Tierpsych. 26: 677—691.

— 1970. *Zur ökologischen Bedeutung prägungsbedingter Isolationsmechanismen.* Verh. Zool. Ges. Köln: 304—314.

Kalmus, H. und Sheila M. Smith. 1966. *Some evolutionary consequences of pegmatypic mating systems* (imprinting). Am. Nat. 100: 619—635.

Schutz, F. 1965. *Sexuelle Prägung bei Anatiden.* Z. Tierpsych. 22: 50—103.

Stamm, R. A. 1965. *Das soziale Verhalten und die Gruppendynamik von Vögeln.* Habilitationsschrift Basel, Mskr., 170 S.